

Systematische Studien zur Morphologie und Anatomie von *Hanguana* Blume (Hanguanaceae) und *Flagellaria* L. (Flagellariaceae), mit der Beschreibung einer neuen Art, *Hanguana bogneri* spec. nov.

H.-J. TILLICH UND E. SILL

Zusammenfassung:

TILLICH, H.-J. & SILL, E.: Morphologische und anatomische Studien an *Hanguana* Blume (Hanguanaceae) und *Flagellaria* L. (Flagellariaceae), mit der Beschreibung einer neuen Art, *Hanguana bogneri* spec. nov. – Sendtnera 6: 215–238. 1999. ISSN 0944–0178.

Vertreter der lange Zeit in einer Familie zusammengefaßten Gattungen *Hanguana* und *Flagellaria* sind nur selten in Kultur und bezüglich vieler morphologischer und anatomischer Details noch sehr ungenügend bekannt. Für die vorliegende Arbeit standen vier verschiedene Herkünfte von *Hanguana* sowie eine Herkunft von *Flagellaria indica* L. zur Verfügung, die im Botanischen Garten München kultiviert werden. Von *Hanguana* werden Infloreszenz- und Blütenbau sowie die Anatomie des Blattes und der Wurzel beschrieben. Die bisher ebenfalls unbekannte Anatomie der Wurzel von *Flagellaria* wird erstmals untersucht. Ein blühendes männliches Exemplar von *Hanguana* aus Sarawak wird als neue Art, *Hanguana bogneri* Tillich & Sill spec. nov. beschrieben. Die hier untersuchten Merkmale stützen die Stellung der Flagellariaceae in den Poales und der Hanguanaceae als basaler Seitenzweig der Commelinales.

Abstract:

Members of the genera *Hanguana* and *Flagellaria*, being combined in one family for a long time, are rarely found in cultivation. The knowledge of a number of morphological and anatomical details is yet insufficient. For the present study four different origins of *Hanguana* and one specimen of *Flagellaria indica* L. have been available, all cultivated in the Botanical Garden Munich. With respect to *Hanguana* new details of the morphology of inflorescence and flower and the anatomy of leaf and root are presented. The root anatomy of *Flagellaria* is described for the first time. A flowering male plant of *Hanguana* from Sarawak is described as a new species, *Hanguana bogneri* Tillich & Sill spec. nov. The investigated characters are supporting a close relationship of *Flagellaria* to Gramineae and Restionaceae, and a basal position of Hanguanaceae in the Commelinales.

Einleitung

Die Hanguanaceae Airy Shaw (1965) sind eine kleine südostasiatisch-indomalaische Pflanzenfamilie mit der einzigen Gattung *Hanguana* Blume. Bislang sind nur zwei Arten beschrieben: *H. malayana* (Jack) Merr. (syn. *Susum anthelminticum* Blume) und *H. major* Airy Shaw.

Hanguana war zunächst mit den Gattungen *Flagellaria* L. und *Joinvillea* Gaudich. ex Brongn. & Gris in der Familie der Flagellariaceae Dumortier (1829) zusammengefaßt, die mittlerweile in die drei monogenerischen Familien der Flagellariaceae s.str., Hanguanaceae Airy Shaw und Joinvilleaceae Tomlinson & Smith aufgespalten worden ist (AIRY SHAW 1965; TOMLINSON & SMITH 1970).

Alle drei Gattungen sind nur selten gesammelt worden und noch seltener in Kultur anzutreffen. Folglich ist die Kenntnis des Merkmalsbestandes noch sehr lückenhaft. Früchte, Samen und Keimpflanzen von *Hanguana* und *Flagellaria* sind vor kurzem genauer untersucht worden (TILLICH 1996). Der Infloreszenz- und Blütenbau, insbesondere bei der diözischen Gattung *Hanguana*, ist dagegen nur oberflächlich bekannt. DAHLGREN et al. (1985) beschreiben z.B. im Zentrum männlicher *Hanguana*-Blüten nur „callosities“ von morphologisch ungeklärter Natur.

Auch die Kenntnisse des anatomischen Baues von *Hanguana* und *Flagellaria* sind noch sehr unvollkommen. Erste Daten über *H. malayana* und *Flagellaria indica* lieferten SOLEREDER und MEYER (1929). In einer ausführlicheren Untersuchung zur Anatomie der Flagellariaceae s.l. untersuchte SMITHSON (1956) vor allem einige Blattmerkmale und betonte die isolierte Stellung von *Hanguana*.

TOMLINSON (1969) bezieht sich auf die Untersuchungen von SMITHSON (1956) und stellt ebenfalls die isolierte Stellung der Gattung *Hanguana* gegenüber *Flagellaria* und *Joinvillea* heraus. Über den Bau der Wurzeln ist bisher überhaupt nichts bekannt.

Im Botanischen Garten München sind *H. malayana*, *H. major* und drei weitere Herkünfte der Gattung in Kultur, die sich deutlich von den beiden bisher beschriebenen Arten und z.T. auch voneinander unterscheiden. Während *H. malayana* in offenen, nassen bis überfluteten Sumpfgebieten große und hochwüchsige Bestände bilden kann, leben andere, offenbar artverschiedene Populationen als niedrige Einzelpflanzen oder in kleinen Trupps im Unterwuchs von schattigen Wäldern der malayischen Halbinsel sowie auf Sumatra und Borneo. Die wenigen bisherigen Kenntnisse der Anatomie beziehen sich nur auf *H. malayana*. Die Verschiedenheit im Habitus und im Lebensraum zwischen den *Hanguana*-Herkünften legt es nahe, die Anatomie auf breiterer Grundlage vergleichend zu untersuchen. Besonders interessant sind in dieser Hinsicht die Wurzeln, seit SEUBERT (1996 ff.) und HOFREITER (1997) zeigen konnten, daß die Wurzelanatomie bei den Monocotylen von großem systematischen Wert ist. Deshalb wurde auch die Wurzelanatomie von *Flagellaria indica* in diese Untersuchungen mit einbezogen.

Die Analyse bisher nicht oder nur ungenügend bekannter Merkmale ist bei den hier untersuchten Sippen besonders notwendig. Es ist noch immer unklar, welches ihre nächsten Verwandten bzw. Schwestergruppen sind. Der korrekte Platz im System der Monocotylen wurde z.B. für *Hanguana* im Laufe von drei Jahrzehnten bei den Asparagales (speziell in der Nähe von Lomandraceae oder Asteliaceae: AIRY SHAW 1965, DAHLGREN et al. 1985), irgendwo in den „Commelinoids“ (RUDALL & CADDICK 1994, RUDALL & CUTLER 1995), bei den Zingiberales (STEVENSON & LOCONTE 1995) und den Commelinales (TILLICH 1996) vermutet.

Hanguana bogneri H.-J. Tillich & E. Sill, spec. nov.

Holotypus: Malaysia, Prov. Sarawak, bei der Orang-Utan-Station Semenggoh, *J. Bogner* 94/2211; kultiviert im Botanischen Garten München; Herbarbeleg der blühenden Pflanze vom 21. Oktober 1996 (M).

Planta erecta, ca. 30 cm alta. Folia alterna, lanceolata-acuminata, ca. 20 cm longa et 5–6 cm lata. Inflorescentia terminalis, pleiothyrsoida vel pleiostachya. Flores dioici. Flos masculinus ca. 5 mm diametro, tepala 3+3, flava, exteriora minutissima, interiora ca. 2 mm longa, cucullata.

Stamina 3+3, filamentis basin versus dilatatis, antheris basifixis, introrsis, fissuris longitudinalibus. Pollen flava. Flos centro stylulis sterilibus brevibus, nectaribus tribus bifidis circumdatis provisus. Flores femini in spica compositi. Fructus baccatus, albus, uniseminatus.

Blühende Pflanze (Typusexemplar) ca. 30 cm hoch; Blätter lanzettlich, ca. 20 cm lang, 5–6 cm breit, die beiden Spreitenhälften etwas ungleich breit. Spreite lang zugespitzt, mit unifacialer Spitze, basal in einen kurzen Blattstiel verschmälert und dann in eine kurze, stengelumfassende Scheide übergehend, tief dunkelgrün mit mattem, samtartigen Glanz. Blüten diözisch, in terminalen Blütenständen. Die männliche Infloreszenz ist ein polyteler Pleiothyrsus. Blüten ohne Tragblätter, an der Basis jedes Thyrsus in dreiblütigen Wickeln, diese nach distal zu Einzelblüten verarmend. Die Infloreszenzäste (Paracladien) stehen jeweils in Gruppen in der Achsel eines Tragblattes. Männliche Blüten ca. 5mm breit, mit drei winzigen äußeren und drei deutlich größeren, hellgelben inneren Tepalen mit Kapuzenspitze. Stamina 3+3, Filamente an der Basis verbreitert, Antheren basifix, intrors, mit Längsschlitz sich öffnend. Pollen gelb, mit Pollenkitt. Im Zentrum der Blüte drei kleine, sterile Styluli, umgeben von drei zweilappigen Nektarien. Weibliche Blüten in einer zusammengesetzten Ähre. Die Früchte sind weiße, einsamige Beeren.

Material und Methoden

Die Pflanzen für die vorliegenden Untersuchungen werden im Botanischen Garten München kultiviert und haben folgende Herkünfte:

Hanguana major Airy Shaw: Malaysia, Provinz Sarawak, J. Bogner 82/237. Die Pflanze wurde zunächst unter dem Namen *H. malayana* (Jack) Merr. kultiviert und unter diesem Namen auch von SILL (1997) untersucht. Erst nach dem erstmaligen Blühen im Dezember 1997 konnte die Pflanze korrekt bestimmt werden.

Hanguana bogneri spec. nov.: Malaysia, Prov. Sarawak, nahe der Orang-Utan-Station Semenggoh, J. Bogner 94/2211. Am Standort wurden nur Früchte gesammelt. Früchte, Samen und die daraus angezogenen Keimpflanzen sind von TILLICH (1996) beschrieben worden. Bei SILL (1997) wurde die einzige erfolgreich weiter kultivierte Pflanze mit dem Arbeitsnamen *Hanguana* „Sarawak“ bezeichnet.

Hanguana „Borneo“: Malaysia, Provinz Sarawak, kultiviert im Botanischen Garten von Semenggoh, Bogner 94/1302.

Hanguana „Singapur“: Singapur, Bukit Timah Nature Reserve, R. Brett s. n. 24.08.1993. Am Standort wurden nur Samen gesammelt. In den Royal Botanic Gardens, Kew, wurden daraus Jungpflanzen angezogen, zwei Pflanzen erhielt der Botanische Garten München.

Belegexemplare aller *Hanguana*-Sippen sind in der Botanischen Staatssammlung München (M) hinterlegt.

Flagellaria indica L.: Herkunft unbekannt, seit Jahrzehnten im Botanischen Garten München kultiviert.

Flagellaria guineensis Schum.: Süd-Afrika, KwaZulu-Natal, St. Lucia Nature Reserve, M. Weigend & K. Drießle 98/69: FAA-fixierte Infloreszenzen.

Die Blattanatomie von *Hanguana* wurde zunächst mit Handschnitten untersucht. Vom gesamten Material wurden außerdem Paraffin-Dünnschnitte von Blättern und Wurzeln hergestellt, mit Standardreagenzien gefärbt und zu Dauerpräparaten verarbeitet. Diese sind in der

Präparatesammlung des Instituts für Systematische Botanik hinterlegt.

Die morphologischen und anatomischen Zeichnungen wurden mit Hilfe einer Zeicheneinrichtung für Mikroskope angefertigt.

Die für eine zelluläre Zeichnung zu kleinen Leitbündel sind in den Tafeln halbschematisch dargestellt, wobei das Xylem kariert, das Phloem mit dicken Punkten und die Leitbündelscheide mit radial verlaufenden Linien gezeichnet wurden. Bei sehr kleinen Leitbündeln wurden die mehr oder weniger reduzierten Leitgewebe vollständig weggelassen und nur die Leitbündelscheide mit radialen Linien angedeutet. Der Punkt, an dem sich die Linien treffen, liegt nicht genau in der Mitte, sondern stets etwas xylemwärts, da sich die Leitbündelscheide vor dem Xylem erst später differenziert und daher weniger stark ausgeprägt ist.

Infloreszenz- und Blütenbau

Hanguana: Der männliche Blütenstand von *H. bogneri* ist ein polyteles System mit thyrischen Floreszenzen (Abb. 1B, 2C, 10A). Bei dem dieser Beschreibung zugrunde liegenden Exemplar stehen unterhalb der Hauptfloreszenz die Paracladien in sechs Etagen. Die Paracladien entspringen zu mehreren der Achsel eines Tragblattes. Ihre genaue Verketzung ist noch unklar. Die in einer Achsel stehende Gruppe scheint aber jeweils aus einem medianen Achsel sproß und einer Serie kollateraler akzessorischer Sprosse zu bestehen. Die seitlich neben dem primären Achselsproß stehenden Paracladien besitzen jedenfalls keine Spur von Tragblättern, die auf eine proximale Verzweigung des Primansprosses schließen lassen könnten. Die Größe der Tragblätter an der Hauptachse nimmt von der Basis der Infloreszenz an aufwärts rasch ab. Während das unterste noch einem kleineren Laubblatt gleicht, haben die obersten nur noch die Gestalt von Schuppenblättern. Auch die Anzahl der in einer Blattachsel stehenden Paracladien sinkt in acropetaler Richtung von sieben auf zwei (Abb. 1B).

Die sitzenden Blüten haben weder Trag- noch Vorblätter. An der Basis der Floreszenzen stehen sie jeweils in dreiblütigen Wickeln. Weiter aufwärts verarmen die Cymen zu Zweiergruppen, und der distale Teil jeder Floreszenz ist in den meisten Fällen auf die Gestalt einer Ähre verarmt.

Das Perigon der männlichen Blüte besteht aus drei winzigen äußeren und drei deutlich größeren, hellgelben, an der Spitze kapuzenförmigen Tepalen (Abb. 2B). Die Stamina sind durch bandförmige, zur Basis hin verbreiterte Filamente sowie durch tetrasporangiate, introrse, mit Längsschlitz öffnende Antheren gekennzeichnet. Die Filamente berühren sich an ihrer verbreiterten Basis gegenseitig, zuweilen sind sie sogar paarweise ein Stück weit aufwärts verwachsen. Der Pollen ist gelb und durch reichlichen Pollenkitt verklebt. Die kugelige Pollenkörner sind spinulos und inaperturat. Im Zentrum der Blüte findet sich ein rudimentäres Gynoeceum mit drei kleinen Styluli. Das Gynoeceum ist basal zu einer sechslappigen, diskusartigen Scheibe verbreitert. Jedes Carpell trägt beiderseits seines Griffelrudiments je einen großzelligen Auswuchs. Die Auswüchse zweier benachbarter Carpelle neigen sich zueinander (Abb. 10B), sie haben wahrscheinlich die Funktion von Nektarien.

Vom weiblichen Blütenstand dieser Sippe ist nur der von J. Bogner gesammelte fruchtende Zweig bekannt (vgl. TILICH 1996). Er läßt erkennen, daß die Blüten in ährigen Floreszenzen stehen.

Ein vollständiger weiblicher Blütenstand konnte von *H. major* untersucht werden. Hier liegt ein polyteles System mit ährigen Floreszenzen vor. Der Verzweigungsgrad ist gering, nur die unteren Paracladien bringen je ein nahe ihrer Basis entspringendes Paracladium zweiter Ord-

nung hervor. Die Blüten sitzen einzeln an der relativ dicken Achse in der Achsel sehr kleiner Tragblätter (Abb. 2D, 10C). Jede Blüte besitzt ein transversales Vorblatt mit einer rudimentären Knospe, die ihrerseits ein transversales Vorblatt entwickelt (Abb. 2E). Die Ähren sind demnach als verarmte Thyrsen zu interpretieren.

In der weiblichen Einzelblüte dominiert der voluminöse Fruchtknoten. Er trägt drei sitzende, unregelmäßig in kurze Äste verzweigte, gelblich-grüne Narben (Abb. 10D). Die kleinen Tepalen liegen dem Gynoeceum dicht an. Vor den drei inneren Tepalen stehen rudimentäre Stamina (Abb. 2F). Äußere Tepalen, Tragblätter und Infloreszenzachsen sind locker mit Büschelhaaren besetzt, die inneren Tepalen und der dunkelgrüne Fruchtknoten sind kahl. Die auffallend dicke Fruchtknotenwand besteht aus saftreichem Gewebe, in jedem der drei Fächer entwickelt sich in zentralwinkelständiger Position eine waagrecht stehende, atrophe Samenanlage. Diese überwölbt kuppelförmig die massive Plazenta und deutet damit schon die spätere Gestalt des Samens an. Die Micropyle wird auf einem kleinen Buckel über die Oberfläche der Samenanlage emporgehoben (Abb. 10E).

Flagellaria: Der Blütenstand ist eine reich verzweigte polytele Synfloreszenz mit ährigen Floreszenzen (Abb. 1A). Der Verzweigungsgrad reicht bis zu Paracladien vierter Ordnung. Die ungestielten Blüten sitzen an jedem Paracladium dicht gedrängt in dessen distalem Abschnitt. Jede Blüte besitzt ein winziges Tragblatt, Vorblätter fehlen. Die einzelnen Floreszenzen bestehen bei *F. indica* in der Regel aus fünf bis acht kopfig gedrängten Blüten, bei *F. guineensis* aus 9–15 Blüten, welche durch ihre größere Anzahl eher den Eindruck einer gestreckten Ähre vermitteln (Abb. 3C, D). Die Infloreszenzäste beliebiger Ordnung sind dorsiventral stark abgeflacht, so daß sie lateral zwei scharfe Kanten besitzen (Abb. 3A). Die Paracladien haben keine Tragblätter, entspringen aber oberhalb eines kleinen Wulstes an ihrer abaxialen Basis, der eventuell als ein Tragblatttrudiment zu interpretieren ist. Er erinnert an ähnliche Strukturen in Blütenständen der Gramineen. Das unterste Paracladium kann allerdings der Achsel des obersten Laubblattes entspringen, bleibt dann aber gegenüber den aufwärts folgenden mehr oder weniger stark gehemmt. An der adaxialen Basis jedes Paracladiums befindet sich eine leichte Anschwellung, für die APPEL & BAYER (1998) eine Funktion beim Abspreizen der Infloreszenzäste vermuten.

Die Blüten besitzen ein Perigon aus zwei dreizähligen Kreisen sehr zarter, durchscheinender Tepalen. Die Antheren werden an langen Filamenten weit aus der Blüte herausgeschoben. Die drei freien Griffel überragen die Tepalen nur wenig (Abb. 3B). Sie erreichen ihre volle Länge aber bereits vor der Streckung der Filamente, so daß sie kurzzeitig über die Antheren hinausragen (Abb. 3C). Der Pollen ist trocken und wird bei Erschütterung reichlich verstäubt.

Blattbau in der Gattung *Hanguana*

Morphologie: Die rosettig angeordneten, parallelnervigen Blätter sind linealisch-lanzettlich bis eiförmig-zugespitzt. Die kleine unifaciale Blattspitze vertrocknet rasch. Der Blattstiel ist teils deutlich, teils nur unscharf von der Blattspreite abgesetzt. Die Blattscheide umfaßt die Achse. *H. major* unterscheidet sich durch ihre Größe erheblich von den anderen Pflanzen. Ihre Blätter sind linealisch-lanzettlich, etwa 120 cm lang und 15 cm breit. Die Blätter der drei übrigen Pflanzen sind wesentlich kleiner. *H. „Borneo“* besitzt die schmalsten Blätter. Sie sind linealisch-lanzettlich, etwa 35 cm lang und 3,5 cm breit, mit nur undeutlich abgesetztem Blattstiel und als einzige durch anthocyanhaltige Hypodermiszellen, vor allem auf der Blattunterseite, rot überlaufen. Die Blattformen von *H. bogneri* und *H. „Singapur“* sind einander sehr ähnlich.

Sie sind beide etwa 20 cm lang und 5–7 cm breit, eiförmig-zugespitzt und haben einen deutlich abgesetzten Blattstiel (Abb. 2A). Die Blätter von *H. bogneri* sind jedoch leicht an der tief dunkelgrünen Färbung der Blattoberseite und dem samtartigen Glanz ihrer gesamten Oberfläche zu erkennen.

Anatomie: Die Epidermis ist stets einschichtig und von einer deutlichen Cuticula überzogen. Deren Oberfläche ist auf der Lamina bei drei der vier Pflanzen lediglich leicht gewellt (Abb. 4B), bildet bei *H. bogneri* jedoch auffallende Cuticularleisten, die im wesentlichen transversal verlaufen und daher besonders gut im Längsschnitt (Abb. 4C, 10F), aber auch in der Epidermisaufsicht (Abb. 4D) zu erkennen sind. Diese sind verantwortlich für den matten Glanz und die sich weich anfühlende Oberfläche. Die Epidermiszellen aller vier Pflanzen sind dickwandig und longitudinal gestreckt, die antiklinen Wände sind reich getüpfelt (Abb. 5A, B).

Stomata kommen, unregelmäßig verteilt, hauptsächlich auf der Blattunterseite vor (Abb. 5A). Auf der Blattoberseite sind sie nur vereinzelt, besonders im Bereich der Mittelrippe, zu finden. Die Spaltöffnungsapparate sind tetracytisch. Die zum Spalt weisende Wand der Schließzellen ist stark verdickt und in eine äußere und eine innere Randleiste ausgezogen (Abb. 4A).

Bei allen untersuchten Pflanzen tragen beide Seiten des Blattes weiße, büschelig verzweigte Haare, die stellenweise verfilzen können. Abaxial bleiben sie meist länger erhalten und verzweigen sich weitaus stärker als adaxial, wo oftmals nur noch die Haarbasen zu finden sind (Abb. 5C, D). Die Äste eines Büschelhaares sind stets mehrzellig, wobei die distalen Haarzellen dünnwandiger sind als die nahe der Haarbasis gelegenen. Die aus mehreren gedrunghenen Zellen aufgebaute Haarbasis entspringt einer leicht vergrößerten Fußzelle in einer Einsenkung der Epidermis. Um die Vertiefung herum sind die Epidermiszellen kurz, unregelmäßig bis ringförmig angeordnet und werden zur Fußzelle hin immer kleiner.

Die adaxiale Hypodermis ist im Bereich der Lamina großzellig, einschichtig und enthält kein Chlorophyll (Abb. 10F). Über den longitudinal verlaufenden, großen Leitbündeln ist sie kleinzelliger und kann sogar unterbrochen sein (Abb. 6B, D). Nur bei *H. „Borneo“* konnte im Gegensatz zu den anderen Pflanzen nirgends eine Unterbrechung der adaxialen Hypodermis festgestellt werden (Abb. 4A). Bei *H. major* ist die Unterbrechung oftmals schwer zu erkennen, da nur eine einzige Zelle zwischen Epidermis und Leitbündel liegt. Diese gleicht in ihrer Form jedoch eher einer Palisadenzelle als einer Hypodermiszelle (Abb. 6C). Die abaxiale Hypodermis der Lamina besteht aus kleineren, chloroplastenfreien Zellen, ist stets einschichtig und bildet im Bereich der Blattscheide größere Zellen aus als an der adaxialen Seite. Die adaxialen Hypodermiszellen der Spreite sind in Aufsicht leicht transversal gestreckt und meist sechseckig, die abaxialen hingegen etwas longitudinal gestreckt und eher rechteckig (Abb. 5A, B).

Das Mesophyll läßt sich in der Spreite mehr oder weniger deutlich in Palisadenparenchym und Schwammparenchym gliedern (Abb. 6A, B). Diese Schichtung ist bei *H. „Singapur“* am schwächsten ausgeprägt, da die Palisadenzellen im Blattquerschnitt relativ kurz und breit sind (Abb. 6D). Auch bei *H. major* weist der Bau des Palisadenparenchyms Unregelmäßigkeiten auf, bedingt durch Zellen, die sich in ihrer Größe stark unterscheiden und oftmals nicht antiklinal gestreckt sind (Abb. 6C). Das Palisadenparenchym aller vier Pflanzen ist im Blattquerschnitt stets niedriger als das Schwammparenchym, macht aber mindestens etwa ein Drittel des Mesophylls aus. Es ist meist zweischichtig und enthält den überwiegenden Teil der Chloroplasten. Seine Zellen sind im oberflächenparallelen Schnitt mehr oder weniger rund und durch relativ große Interzellularräume voneinander getrennt. Das Schwammparenchym besteht aus großen Zellen, die unregelmäßig gestaltet oder nahezu sternförmig sein können und dann untereinander über armartige Fortsätze verbunden sind. Die Interzellularen sind groß und annähernd rund.

Der Blattrand der Spreite und des Stiels krümmt sich leicht nach abaxial. Das Mesophyll der Lamina reicht nur bei *H. major* bis zum Blattrand, ist dort aber nicht mehr in Palisaden- und Schwammparenchym differenziert und enthält kaum noch Interzellularen (Abb. 6F). Bei den übrigen Herkunftsn erreicht das Mesophyll nicht den Randbereich, so daß die aufeinander liegenden Epidermen einen schmalen Hautsaum bilden (Abb. 6E). Der Rand der Blattscheide ist bei allen untersuchten Pflanzen ein farbloses, dünnes Häutchen, das sich nach adaxial krümmt, nur von den Epidermen gebildet wird und rasch vertrocknet (Abb. 7C).

Die Leitbündel sind in der Mittelrippe in drei übereinander liegenden Systemen angeordnet, wobei die abaxiale und die mittlere Serie aus normal orientierten Bündeln besteht. Die Bündel der adaxialen Serie sind teils schräg, teils invers orientiert und enden im basalen Drittel der Spreite (Abb. 7A, B). Ihr Durchmesser und der Grad ihrer anatomischen Differenzierung nehmen von der Blattscheide über den Blattstiel bis zu ihrem distalen Ende in der Spreite kontinuierlich ab. Außerhalb der Mittelrippe fehlen die inversen Bündel. Dafür treten die Bündel der mittleren Serie, die in der Mittelrippe in mehreren Ebenen angeordnet sein können, im Bereich der Lamina an die adaxiale Hypodermis heran. Die Bündel der abaxialen Serie der Mittelrippe verlaufen in der Lamina innerhalb des Schwammparenchyms. In der Nähe des Blattrandes fehlt schließlich auch die abaxiale Serie (Abb. 6E, F).

Das Xylem enthält selbst in den stärksten Bündeln keine Tracheen, sondern nur englumige Tracheiden. Die Bündel der mittleren Serie bzw. die adaxialen Bündel der Lamina besitzen eine doppelte Scheide. Der innere, sklerenchymatische Anteil ist je nach Position des Bündels mehrere Zelllagen dick oder nur schwach ausgebildet und oft über dem Xylem stärker als über dem Phloem entwickelt. Die äußere Leitbündelscheide ähnelt einer Endodermis und besteht aus u-förmig verstärkten Zellen (Abb. 4E).

Die Bündel der abaxialen Serie sind deutlich kleiner als die der mittleren und werden vor allem in der Spreite stark reduziert. Sie besitzen dort nur noch ein wenigzelliges Phloem, das Xylem fehlt meist vollständig. Eine Gliederung in innere und äußere Bündelscheide ist hier lediglich vor dem Phloem zu erkennen. Auf der adaxialen Seite wird die Scheide nur aus einer Lage großlumiger, unverstärkter und longitudinal gestreckter Zellen gebildet (Abb. 4F, 10F).

Im Mesophyll der Lamina verlaufen zusätzlich kleine Leitbündel in transversaler Richtung, die in Xylem und Phloem mit normaler Orientierung gegliedert sind.

Bei Frischmaterial sind die Leitbündelscheiden im Bereich der Blattscheide und des Blattstiels zum Teil auffallend farbig. Die Zellwände der endodermisartigen, äußeren Scheide können dunkelbraun, die der inneren Sklerenchymscheide orange gefärbt sein. Die Intensität der Färbung hängt von der Lage des Leitbündels ab. Je weiter sich ein Bündel proximal und randwärts befindet, desto kräftiger ist seine Farbe. Richtung distal und zentral des Blattes werden die Leitbündel zunehmend blasser.

Über der Mittelrippe liegen, wie schon erwähnt, die wenigen adaxialen Stomata. Die adaxiale Hypodermis ist hier meist zweischichtig, über Leitbündeln manchmal nur einschichtig. Die abaxiale Hypodermis ist stets einschichtig. Es gibt keine Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym (Abb. 7A). Als Assimilationsparenchym sind nur noch die unmittelbar an die Hypodermen grenzenden Schichten ausgebildet. Das übrige interzellularenreiche Mesophyll ähnelt dem Schwammparenchym und enthält nur sehr wenige Chloroplasten. Die Zellen sind isodiametrisch, armartige Fortsätze sind nur stellenweise angedeutet.

Als besonders auffallendes Merkmal sind die lysigenen Kanäle zu erwähnen, die bei allen untersuchten Pflanzen in Längsrichtung durch die Mittelrippe der Blattscheide ziehen und bei *H. bogneri* und *H. „Borneo“* sogar bis weit in den Blattstiel hinaufreichen (Abb. 7D, E). Sie enthalten einen bei Feuchtigkeit stark quellenden, farblosen und klebrigen Schleim, der sich mit

Astrablau im mikroskopischen Präparat mehr oder weniger stark blau anfärbt.

Nur bei *H. major* wurden Silikatkristalle gefunden. Diese kommen als Kristallgries vor allem in parenchymatischen, xylemwärts liegenden Zellen der Bündelscheiden von kleinen, reduzierten Leitbündeln und manchmal auch in Mesophyllzellen vor. Einzelne große Silikatkörper finden sich häufig in der adaxialen Hypodermis (Abb. 4G), seltener auch in der abaxialen Hypodermis, im Mesophyll oder in einer äußeren Leitbündelscheide. Es sind meist tailliert-quaderförmige Einzelkristalle, seltener auch sternförmig verwachsene Säulen.

Außer in der Epidermis und den endodermisartigen Bündelscheiden kommen in allen Geweben mit Granula gefüllte Sekretzellen vor, deren Inhalt in Handschnitten von Frischmaterial graubraun gefärbt ist und bei denen es sich nach TOMLINSON (1969) um Tanninzellen handelt. Der Zellinhalt färbt sich bei Paraffin-Dünnschnitten nach der Standardfärbung mit Astrablau und Safranin rot bis violett, bei *H. bogneri* auch blau an. In Handschnitten von Frischmaterial von *H. bogneri* und *H. „Singapur“* wurden außerdem Sekretzellen ohne Granula beobachtet, die farblich von blaßgelb über orange bis zu rotbraun variieren. Hierbei handelt es sich möglicherweise um junge, noch unreife Tanninzellen.

Wurzelanatomie der Gattung *Hanguana*

Die Wurzeln aller untersuchten Pflanzen dieser Gattung stimmen in wesentlichen Merkmalen überein. Die Rhizodermis ist stets einschichtig ausgebildet und bleibt auch an der älteren Wurzel noch lange erhalten. Ihre Zellen sind dünnwandig und nur zum Teil zu Wurzelhaaren ausgewachsen. Im Dünnschnitt fällt die flaschenförmige Gestalt der Basis der angeschnittenen Wurzelhaare auf (Abb. 8A). An die Rhizodermis schließt sich eine zwei- bis fünfschichtige Exodermis an. Ihre Zellen sind unterschiedlich groß und können verholzen (Abb. 8A).

Das interzellularenreiche Rindenparenchym beginnt sich frühzeitig aufzulösen (Abb. 8A). Bei älteren Wurzeln sind von ihm nur noch eine einzige Schicht Parenchymzellen unterhalb der Exodermis und eine zwei Zellen breite Lage über der Endodermis erhalten. Dazwischen bleiben nur einige radiale Speichen übrig, die im Wurzelquerschnitt zwei bis drei Zellen breit sind.

Die Endodermis besteht aus u-förmig verstärkten Zellen (Abb. 8B, C). Sie ist von einzelnen parenchymatischen Durchlaßzellen unterbrochen, die nur bei *H. „Borneo“* nicht beobachtet werden konnten. Die Wände der Endodermiszellen älterer Wurzeln sind stark verdickt und umschließen nur noch kleine Restlumina.

Der Perizykel besteht aus ein bis drei Zellagen und kann verholzen (Abb. 8B, C).

Das polyarche Leitbündel enthält je nach Dicke der Wurzel zwölf bis 36 Protoxylem- und ebensoviele Protophloempole (Abb. 8D). Die Xylemprimanen sind meist gut erkennbar. Es erfolgt ein stetiger Übergang von Protoxylemtracheiden zu Metaxylemtracheen, wobei die einzelnen weitlumigen Metaxylemtracheen jeweils mehreren Protoxylempolen zuzuordnen sind. Das Protophloem ist nicht vom Metaphloem abgrenzbar. Das Phloem bildet entweder rundliche Nester zwischen den Protoxylempolen (Abb. 8C), oder es zieht sich als schmales radiales Band zwischen den Metaxylemtracheen bis nahe an das Markgewebe heran (Abb. 8B). In diesem Falle kann es auch durch Gruppen sklerenchymatischer Zellen in einzelne Inseln aufgeteilt sein (Abb. 8D). Das gesamte Leitsystem ist in einen breiten, mehr oder weniger stark verholzten Ring eingebettet.

Das Markgewebe ist parenchymatisch bis sklerenchymatisch ausgebildet und enthält bei den dicken Wurzeln von *H. major* zahlreiche Interzellularräume (Abb. 8D).

Die Wurzelgewebe sind frei von Silikatkristallen.

Sekretzellen sind im Rindenparenchym, Perizykel, Leit- und Markgewebe zu finden, wobei sie im Zentralzylinder weitaus häufiger vorkommen als in der Rinde. In den dicken Wurzeln von *H. major* können die das Phloem begleitenden Tanninzellen miteinander verschmelzen und radial verlaufende Sekretlakunen bilden.

Wurzelanatomie von *Flagellaria indica*

Die einschichtige Rhizodermis bleibt im Gegensatz zu *Hanguana* an älteren Wurzeln nur in Resten erhalten. Ihre Zellen sind etwas dickwandiger, wesentlich schmaler und überwiegend zu Wurzelhaaren ausgewachsen (Abb. 9A).

Die Exodermis besteht aus etwa drei Schichten kleiner und unverstärkter Zellen (Abb. 9A).

Die Zellen des angrenzenden drei- bis vierschichtige Sklerenchymrings besitzen dagegen stark verdickte Zellwände. Das interzellularenreiche Rindenparenchym ist aus unterschiedlich großen Zellen aufgebaut. In seinen peripheren Interzellularen befindet sich ein Sekret, das sich mit Safranin im mikroskopischen Präparat rot anfärbt (Abb. 9A). In der Mitte des Rindenparenchyms bilden sich rhexigen radiale Lakunen (Abb. 9B, 10G). In der die Endodermis umgebenden Schicht können einzelne schwach bis stark verholzte Zellen vorkommen (Abb. 9C).

Die Endodermis besteht, im Gegensatz zu der von *Hanguana*, aus radial gestreckten, extrem o-förmig verdickten Zellen mit winzigem Restlumen (Abb. 9C). Durchlaßzellen konnten nicht beobachtet werden.

Der Perizykel ist zwei- bis vierschichtig und stark sklerotisiert (Abb. 9C).

Das polyarche Leitbündel besitzt je 60–80 Protoxylem- und Protophloempole (Abb. 9G). Die Protoxylempole sind als relativ dünnwandige Xylemprimanen und kleine Tracheiden gut erkennbar. Die großen, runden Tracheen des späten Metaxylems sind in zwei bis drei Ringen unregelmäßig konzentrisch um das Markgewebe angeordnet. In den zwischen den Xylempolen liegenden Phloemnestern stellt der kleine periphere, besonders kleinzellige Bereich das Proto-phloem dar, während der Hauptanteil vom klein- bis sehr großzelligen Metaphloem eingenommen wird (Abb. 9C). Tracheen, Tracheiden und Phloem sind in ein breites Band verholzter Xylemparenchymzellen eingebettet (Abb. 9D).

Das interzellularenreiche Markgewebe ist parenchymatisch und kann inselartig zwischen die am weitesten zentral gelegenen Tracheen hinein reichen. Es hat demzufolge eine sehr unregelmäßige Querschnittsform (Abb. 9D, 10G).

In den Wurzeln von *F. indica* wurden keinerlei Kristalleinschlüsse gefunden.

Sekretzellen kommen in den Wurzeln von *F. indica* ebenfalls nicht vor. Worum es sich bei der Substanz handelt, die sich in den äußeren Interzellularräumen des Rindenparenchyms befindet, ist nicht bekannt (Abb. 9A).

Diskussion

Die Gattungen *Flagellaria* und *Hanguana* weichen in allen bisher detailliert untersuchten Merkmalsbereichen so sehr voneinander ab, daß ihre einstige Zusammenfassung in einer gemeinsamen Familie heute nicht mehr ernsthaft in Erwägung gezogen werden kann.

Infloreszenz- und Blütenbau: Der reich verzweigte Blütenstand von *Flagellaria* mit seinen ährigen Floreszenzen deutet einige Beziehungen zu den Gramineen und den Restionaceen an. An die Gramineen erinnert das Fehlen von Tragblättern an den Infloreszenzästen,

während jede Einzelblüte über ein Tragblatt verfügt. Dazu kommen die gedrängte Anordnung der Blüten in relativ wenigblütigen Ähren am Ende von Infloreszenzästen und die Windblütigkeit. Im Gegensatz zu den Poaceen entsprechen die Blüten mit ihrem trimer-pentazyklischen Bau aber noch dem vollständigen Monocotylen-Diagramm. Unter den Restionaceen sind erst wenige detaillierte Infloreszenzanalysen bekannt. Große Ähnlichkeit zu *Flagellaria* weist aber der männliche Blütenstand von *Leptocarpus similis* Edgar auf (vgl. KIRCHER 1986).

Die *Hanguana*-Infloreszenzen weichen im Verzweigungsmuster und auch habituell stark von den Blütenständen der *Flagellaria* und aller übrigen Familien der Poales ab. Thyrsische Floreszenzen mit einer Vielzahl von Sonderformen sind dagegen bei den Commelinaceae und den Familien der Zingiberales weit verbreitet. Die Abbildung eines als *Susum anthelminticum* bezeichneten weiblichen Exemplars aus Sumatra bei MAURY (1889) macht deutlich, daß auch weibliche Infloreszenzen von *Hanguana* einen ähnlich hohen Verzweigungsgrad wie die hier beschriebene männliche Infloreszenz von *H. bogneri* erreichen können. Die Abbildung ist von TAKHTAJAN (1982) sowie BAYER et al. (1998) mit der Bezeichnung *H. malayana* übernommen worden. Die Artzugehörigkeit ist aber fraglich, da Habitus und Blattgestalt nicht mit *H. malayana* übereinstimmen.

Die Blüten von *Hanguana* unterscheiden sich nicht nur durch ihre Zweihäusigkeit, sondern auch in Bezug auf alle Detailmerkmale von denen der Gattung *Flagellaria*. Unklar bleibt aber noch, wie die *Hanguana*-Blüten bestäubt werden. Sie sind optisch wenig auffallend, die Produktion von Nektar in den männlichen Blüten und der Besitz von Pollenkitt machen jedoch eine zoogame Bestäubung wahrscheinlich. Mit welchen Mitteln die weiblichen Blüten den Bestäuber anlocken, ist aber bisher nicht erkennbar. MAURY (1889) beschreibt die Farbe des Fruchtknotens des von ihm untersuchten Exemplars zwar als „rose-verdâtre“, bei *H. major* bleibt er aber rein grün. Früchte werden reichlich gebildet (vgl. TILLICH 1996).

Der Fruchtsatz bei *Flagellaria* ist dagegen meist nur sehr gering. Die oft großen Bestände entstehen vor allem durch reichliche vegetative Vermehrung (MATOLWENI & MCLELLAN 1997).

Vegetative Anatomie von *Hanguana*: Über die bisher vorliegenden spärlichen Daten von SMITHSON (1956) hinaus können jetzt die gattungstypischen Merkmale des Blattbaues deutlich herausgestellt werden. Besonders kennzeichnend sind longitudinal gestreckte Epidermiszellen mit stark getüpfelten, antiklinen Zellwänden, vereinzelt auch auf der Blattoberseite anzutreffende, tetracytische Stomata und mehrzellige, verzweigte und in die Epidermis eingesenkte Haare, die von SOLEREDER und MEYER (1929) irrtümlicherweise als Drüsenhaare bezeichnet wurden. Desweiteren können die unter beiden Epidermen liegenden, chlorophyllfreien Hypodermen genannt werden, die auf der adaxialen Seite transversal, auf der abaxialen Seite longitudinal gestreckt sind. Eine Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym in der Lamina ist dagegen nicht bei allen Arten deutlich ausgeprägt, auch für *H. malayana* gibt SMITHSON (1956) ein relativ einheitliches, papillöses Mesophyll an. In der Mittelrippe der Blattspreite, im Blattstiel und in der Blattscheide findet sich überall ein gleichförmiges Mesophyll. Unter der adaxialen Hypodermis liegt eine Serie inverser Leitbündel. In fast allen Geweben finden sich ferner graubraune, granulagefüllte Sekretzellen. Auch die bisher nur von ARBER (1925) in einer Zeichnung angedeuteten, von späteren Autoren nicht wieder erwähnten Schleimkanäle in der Blattscheide gehören zum Merkmalsbestand der Gattung.

Die Wurzeln von *Hanguana* weisen ebenfalls eine Reihe sehr charakteristischer, durchgehend vorhandener Merkmale auf. Dazu gehört die relativ langlebige Rhizodermis und ein sich frühzeitig auflösendes Rindenparenchym, so daß schließlich nur wenige, konzentrische Zellschichten im äußeren und inneren Rindenparenchym erhalten bleiben. Ferner sind die u-förmig

verstärkten Endodermiszellen, ein polyarches Leitsystem mit im Querschnitt ovalen Tracheen und inselartig bis radial-bandförmig gestaltetem Phloem sowie die im Zentralzylinder gehäuft vorkommenden Sekretzellen zu nennen. Im Gegensatz zu einer irrtümlichen Angabe bei DAHLGREN et al. (1985) findet sich bei TOMLINSON (1969) kein Hinweis auf das Vorkommen von leiterförmig durchbrochenen Tracheen-Endplatten.

Differentialmerkmale der *Hanguana*-Herkünfte: Alle untersuchten *Hanguana*-Herkünfte stimmen in zahlreichen Merkmalen des Blattbaues überein. Daneben weisen sie aber auch eine Reihe von anatomischen und morphologischen Differentialmerkmalen auf, mit deren Hilfe sie klar unterscheidbar sind. Die wichtigsten Trennmerkmale sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Tabelle 1: Blattanatomische Differentialmerkmale der untersuchten *Hanguana*-Herkünfte

	<i>H. major</i>	<i>H. bogneri</i>	<i>H. „Singapur“</i>	<i>H. „Borneo“</i>
Form der Lamina:				
-linealisch-lanzettlich	+	-	-	+
-eiförmig-zugespitzt	-	+	+	-
Blattlänge:				
> 100 cm	+	-	-	-
< 50 cm	-	+	+	+
Cuticularleisten	-	+	-	-
Deutliches Palisadenparenchym	-	+	-	+
Laminarand mit Mesophyll	+	-	-	-
Deutlicher Blattstiel	+	+	+	-
Blattstiel mit Sekretkanälen	-	+	-	+
Silikatkristalle	+	-	-	-
Hypodermis mit Anthocyan	-	-	-	+

Vergleich von *Hanguana* und *Flagellaria*: Bei der Gegenüberstellung der Wurzelanatomie der Gattung *Hanguana* einerseits und *Flagellaria indica* andererseits fallen zahlreiche Unterschiede auf.

Die Rhizodermis von *Flagellaria* geht im Gegensatz zu der von *Hanguana* bald zugrunde. Zwischen der Exodermis und dem parenchymatischen Rindengewebe wird bei *Flagellaria* ein mehrschichtiger Sklerenchymring angelegt, der bei *Hanguana* gänzlich fehlt. Schon LINDINGER (1906) hatte für einige Familien, darunter die Flagellariaceae, einen Mantel aus Sklerenchymfasern in der äußeren Rinde erwähnt, allerdings ohne eine Angabe darüber, auf welche Gattung sich diese Beobachtung bezieht. Im Rindenparenchym von *Flagellaria* finden sich darüber hinaus radial verlaufende, rhexigene Lakunen, wohingegen sich das Rindenparenchym von *Hanguana* weitgehend gleichmäßig oder bis auf radiale Speichen auflösen kann. Weitere wesentliche Trennmerkmale zwischen den beiden Gattungen sind in Tabelle 2 zusammengestellt.

Tabelle 2: Wesentliche Unterschiede im Wurzelbau von *Hanguana* und *Flagellaria*

	<i>Hanguana</i>	<i>Flagellaria</i>
Rhizodermis	relativ lange und gut erhalten	nur in Resten erhalten
Sklerenchymring im äußeren Rindengewebe	fehlt	vorhanden
Endodermiszellen	u-förmig verstärkt	o-förmig verstärkt
Anzahl der Xylem- bzw. Phloempole	< 40	> 60
Form der Tracheen im Querschnitt	oval	rund
Markgewebe	Querschnitt kreisförmig	Querschnitt unregelmäßig, einzelne Markparenchymnester zwischen den Tracheen
Vorkommen von Sekret	intrazellulär, vor allem im Zentralzylinder	interzellulär, im äußeren Rindengewebe

Die systematische Stellung der Flagellariaceae und der Hanguanaceae: Die Stellung der Flagellariaceae s.str. und Joinvilleaceae in den Poales ist heute weitgehend unumstritten (DAHLGREN et al. 1985, LINDER & KELLOGG 1995). Weniger klar ist jedoch die Stellung der Hanguanaceae, die in den vergangenen Jahrzehnten bei den Asparagales (DAHLGREN et al. 1985), Zingiberales (STEVENSON & LOCONTE 1995) und den Commelinoiden (RUDALL & CADDICK 1994) bzw. Commelinales (TILLICH 1996) angesiedelt waren.

Aus den Asparagales können die Hanguanaceae inzwischen sicher ausgeschlossen werden. Zum einen ist mittlere Stärke im Endosperm nachgewiesen (TILLICH 1996), zum anderen weist das Vorkommen von fluoreszierenden phenolischen Substanzen in den Zellwänden deutlich zu den „commelinoiden“ Familien (RUDALL & CADDICK 1994). *Hanguana* zeichnet sich durch eine charakteristische Kombination von ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen aus. Unter den abgeleiteten Merkmalen sind die Synfloreszenzstruktur, die Diözie und der sehr eigenartige Samenbau zu nennen. Das Fehlen von Tracheen in den Sproßorganen ist dagegen als sehr ursprünglich zu werten. Innerhalb der Commelinales würde *Hanguana* auf Grund dieses Merkmals eine eher basale Stellung einnehmen, da die übrigen Familien (Commelinaceae, Mayacaceae, Rapateaceae und Xyridaceae) sämtlich Tracheen in ihren Sproßorganen besitzen. Die Angabe von DAHLGREN et al. (1985), wonach im Sproß von *Cartonema* keine Tracheen vorkommen, bedarf der Überprüfung. TOMLINSON (1969) beschreibt jedenfalls im Xylem „many files of wide tracheal elements“.

STEVENSON & LOCONTE (1995) werten eine Reihe von Merkmalen als Synapomorphien mit den Zingiberales und stellen die Hanguanaceae als Schwestergruppe neben die Zingiberales. Die hierfür herangezogenen Merkmale sind aber wenig überzeugend. Kieselkörper und „bambusoide“ Blattstiele kommen auch in den Commelinales vor, und die palmate Venation der *Hanguana*-Blätter ist nur vage definiert. Die Zingiberales besitzen andererseits eine Reihe von durchgehenden Merkmalen, durch welche sie von *Hanguana* entfernt werden, so z.B. epigyne Blüten und große Lakunen in den Blättern. Auch die verzweigten Haare von *Hanguana* unterscheiden sich von allen Haartypen innerhalb der Zingiberales. Die vielfältigen Haartypen der Commelinaceae regen viel eher zu einem Vergleich mit *Hanguana* an. So besitzt z.B. die Gattung *Palisota* ebenfalls verzweigte Haare. Unter Berücksichtigung aller bisher bekannten Merkmale fügen sich die Hanguanaceae am besten als basaler Seitenzweig bei den Commelinales ein.

Für die Bereitstellung des Materials danken wir Dr. Paula J. Rudall, Royal Botanical Gardens, Kew, sowie Josef Bogner, Botanischer Garten München. Für die großzügige Hilfe bei der digitalen Bildbearbeitung der Farbtafel danken wir Prof. Dr. G. Wanner, Botanisches Institut, Universität München.

Literatur

- AIRY SHAW, H.K. 1965: Diagnoses of new families, new names, etc., for the seventh edition of Willis's 'Dictionary'. – Kew Bull. 18: 249–273.
 – 1981: A new species of *Hanguana* from Borneo. – Kew Bull. 35: 819–821.
- APPEL, O. & BAYER, C. 1998: Flagellariaceae. – In: KUBITZKI, K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. IV: Flowering Plants. Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), 208–211. Berlin.
- ARBER, A. 1925: Monocotyledons: a morphological study. – Cambridge. Reprint 1961. Weinheim.
- BAYER, C., APPEL, O. & RUDALL, P.J. 1998: Hanguanaceae. – In: KUBITZKI, K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. IV: Flowering Plants. Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), 223–225. Berlin.
- DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD, H.T. & YEO, P.F. 1985: The Families of the Monocotyledons. – Berlin.
- HOFREITER, A. 1997: Systematische Wurzelanatomie der Commelinaceae R. Brown (1810) (Monocotyledoneae). – Diplomarbeit, Institut für Systematische Botanik, LMU-München.
- KIRCHER, P. 1986: Untersuchungen zur Blüten- und Infloreszenzmorphologie, Embryologie und Systematik der Restionaceen im Vergleich mit Gramineen und verwandten Familien. Dissertationes Botanicae 94. – Berlin.
- LINDER, H.P. & KELLOGG, E.A. 1995: Phylogenetic Patterns in the Commelinid Clade. – In: RUDALL, P.J., CRIBB, P.J., CUTLER, D.F. & HUMPHRIES, C.J. (eds.): Monocotyledons: systematics and evolution, 473–496. Kew.
- LINDINGER, L. 1906: Zur Anatomie und Biologie der Monokotylenwurzel. – Beih. Bot. Centralbl. Abt. I, 19, Heft 2: 321–358.
- MATOLWENI, L.O. & McLELLAN, T. 1997: Genetic diversity of an exploited species, *Flagellaria guineensis*. – S. African J. Bot. 63: 294–298.
- MAURY, J. 1889: *Susum anthelminticum*. – Revue Horticole 61: 76–78.
- RUDALL, P.J. & CADDICK, L.R. 1994: Investigation of the presence of phenolic compounds in monocotyledonous cell walls, using UV fluorescence microscopy. – Ann. Bot. (London) 74: 483–491.
- RUDALL, P.J. & CUTLER, D.F. 1995: Asparagales: a Reprisal. – In: RUDALL, P.J., CRIBB, P.J., CUTLER, D.F. & HUMPHRIES, C.J. (eds.): Monocotyledons: systematics and evolution, 157–168. Kew.
- SEUBERT, E. 1996a: Root anatomy of palms. II. Calamoideae. – Feddes Repert. 107: 43–59.
 – 1996b: Root anatomy of palms. III. Ceroxyloideae, Nypoideae, Phytelephantoideae. – Feddes Repert. 107: 597–619.
 – 1997: Root anatomy of palms. I. Coryphoideae. – Flora 191: 81–103.
 – 1998a: Root anatomy of palms. IV. Arecoideae. part 1. general remarks and descriptions on the roots. – Feddes Repert. 109: 89–127.
 – 1998b: Root anatomy of palms. V. Arecoideae. part 2. systematic implications. – Feddes Repert. 109: 231–247.

- SILL, E. 1997: Systematische Anatomie der Vegetationsorgane der Hanguanaceae Airy Shaw (1965) (Monocotyledoneae). – Diplomarbeit, Institut für Systematische Botanik, LMU-München.
- SMITHSON, E. 1956: The comparative anatomy of the Flagellariaceae. – Kew Bull. 11: 491–501.
- SOLEREDER, H. & MEYER, F.J. 1929: Systematische Anatomie der Monokotyledonen, Heft 4 Farinosae: 3–6. Berlin.
- STEVENSON, D.W. & LOCONTE, H. 1995: Cladistic analysis of monocot families. – In: RUDALL, CRIBB, P.J., CUTLER, D.F. & HUMPHRIES, C.J. (eds.): Monocotyledons: systematics and evolution, 543–578. Kew.
- TAKHTAJAN, A. (ed.) 1982: Plant Life. Vol. 6. Angiosperms. Monocotyledons. Moskau. (russisch).
- TILLICH, H.-J. 1996: Seeds and seedlings in Hanguanaceae and Flagellariaceae (Monocotyledons). – Sendtnera 3: 187–197.
- TOMLINSON, P.B. 1969: Commelinales - Zingiberales. – In: METCALFE, C.R. (ed.): Anatomy of the Monocotyledons, Vol. III. Oxford.
- & SMITH, A.C. 1970: Joinvilleaceae: a new family of monocotyledons. – Taxon 19: 887–889.

Prof. Dr. Hans-Jürgen TILLICH, Elisabeth SILL, Institut für Systematische Botanik der Ludwig-Maximilians-Universität München, Menzinger Strasse 67, D-80638 München.

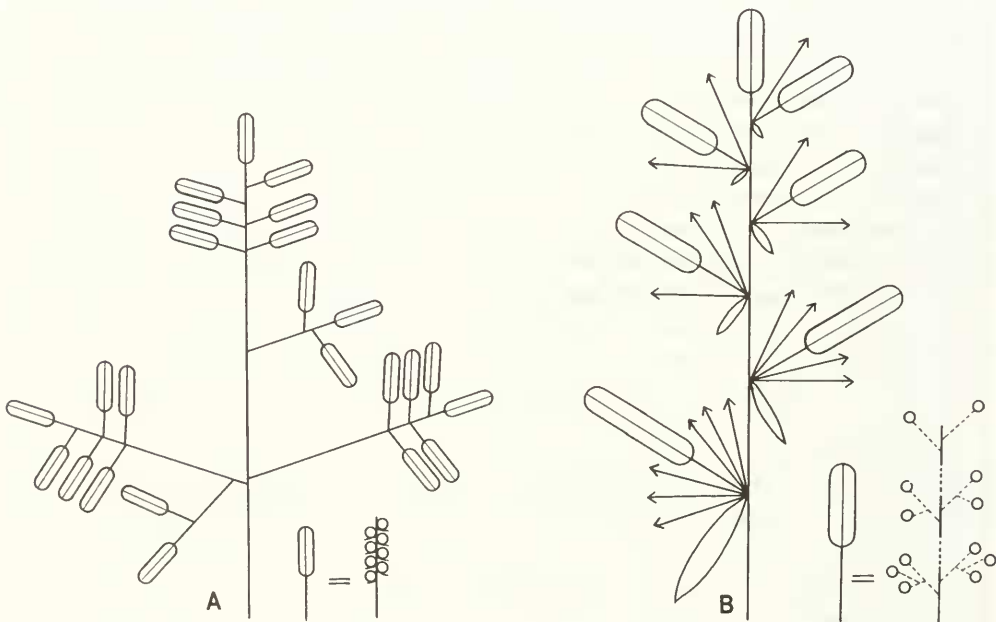


Abb. 1: Synfloreszenzbau, schematisch. A: *Flagellaria indica*, proximales Paracladium; B: *Hanguana bogneri*, männliche Synfloreszenz. Akzessorische Paracladien als Pfeile dargestellt.

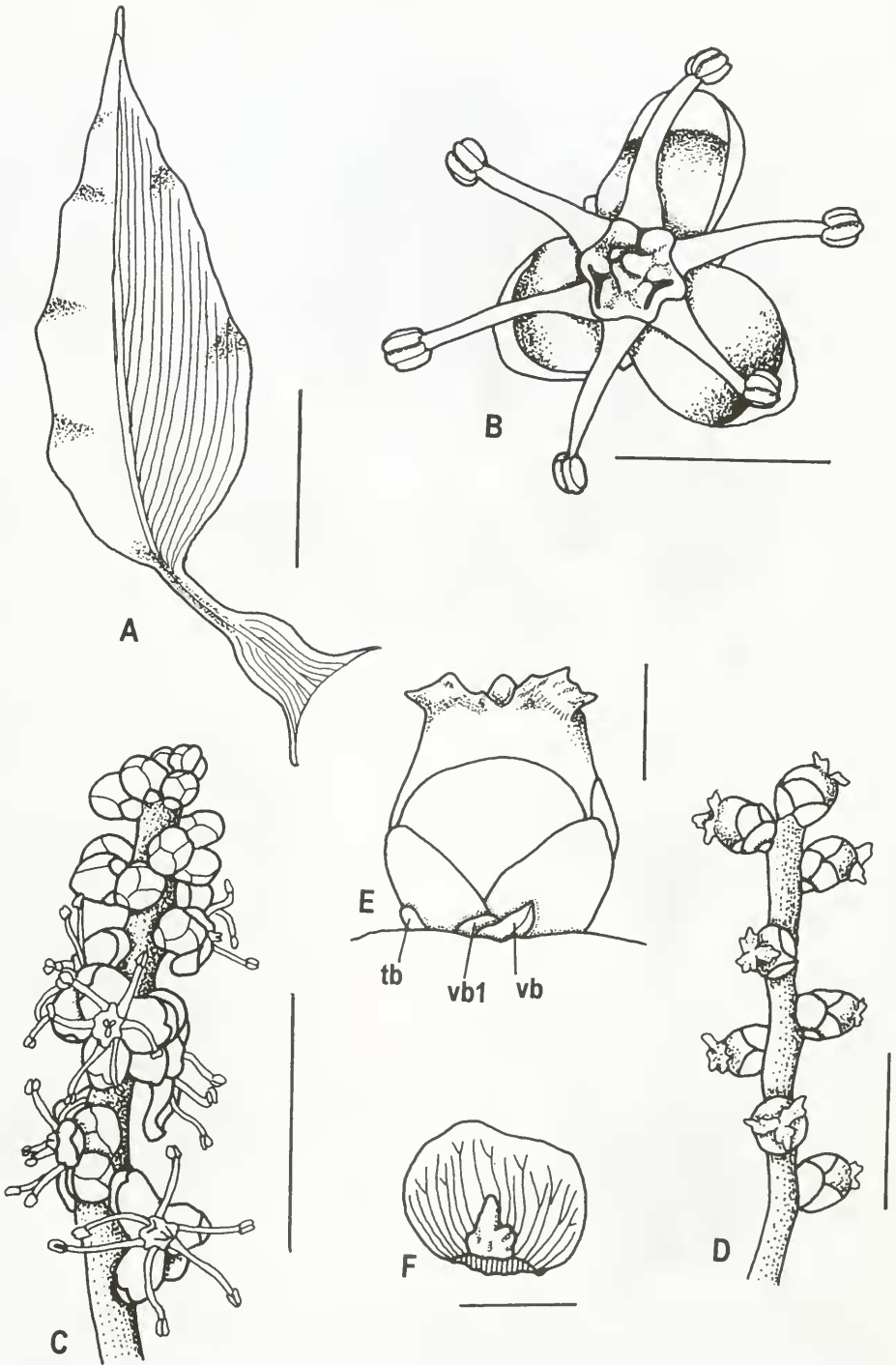


Abb. 2: *Hanguana*. A–C: *H. bogneri* (männlich). A: Laubblatt. B: Blüte. C: Floreszenz. D–F: *H. major* (weiblich). D: Distaler Abschnitt einer Floreszenz. E: Blüte. F: inneres Tepalum, adaxial, mit Staubblatttrudiment. tb: Tragblatt, vb: Vorblatt, vb1: Vorblatt der Achselknospe. Maßstabalken: A: 5 cm; B: 3 mm; C: 1 cm; D: 3 cm; E, F: 5 mm.

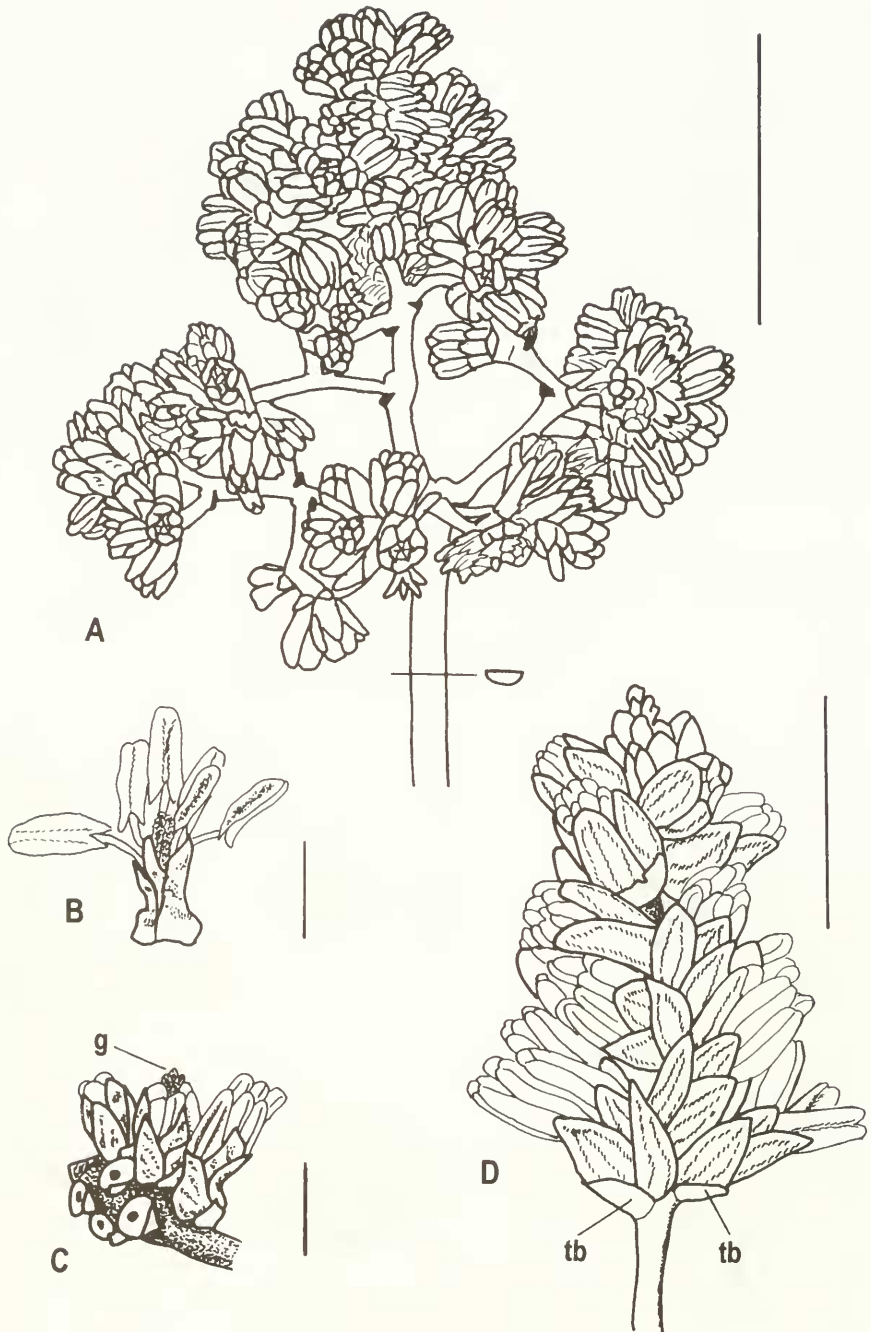


Abb. 3: *Flagellaria*. A–C: *F. indica*. A: Proximaler Infloreszenz-Ast. B: Einzelblüte. C: Floreszenz, bei der bis auf drei alle Blüten abpräpariert wurden, um die acropetale Aufblühfolge und die Protogynie zu veranschaulichen. D: *F. guineensis*, Floreszenz. g: Griffel, tb: Tragblatt. Maßstabalken: A: 1 cm; B–C: 2 mm; D: 5 mm.

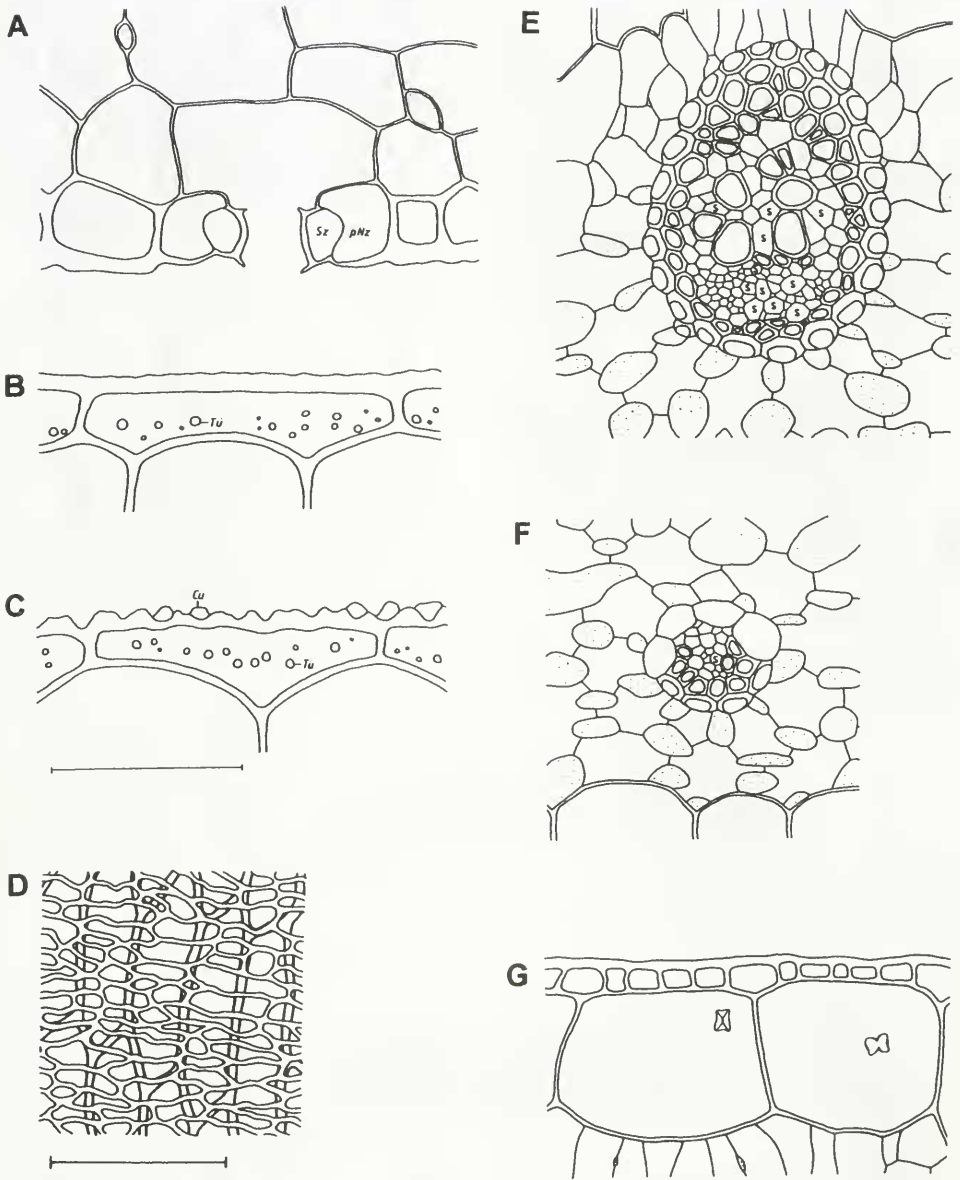


Abb. 4: *Hanguana*, Blattanatomie. A: *H. 'Borneo'*, abaxiale Epidermis, quer, mit Spaltöffnungsapparat. B–C: adaxiale Epidermis, antikline Wände mit Tüpfeln, Längsschnitte. B: *H. 'Singapur'* ohne Cuticularleisten. C: *H. bogneri* mit Cuticularleisten. D–F: *H. bogneri*. D: Epidermis mit Cuticularleisten in Aufsicht. E–F: Leitbündel der Lamina, quer. E: adaxiales Bündel. F: reduziertes abaxiales Bündel. G: *H. major*, adaxiale Hypodermis, quer, mit Silikatkrystallen. Cu: Cuticularleiste. PNz: Nebenzelle. S: Sekretzelle. Sz: Schließzelle. Tü: Tüpfel. Interzellularen punktiert. Maßstab balken: A–C: 50 μm . D–G: 100 μm .

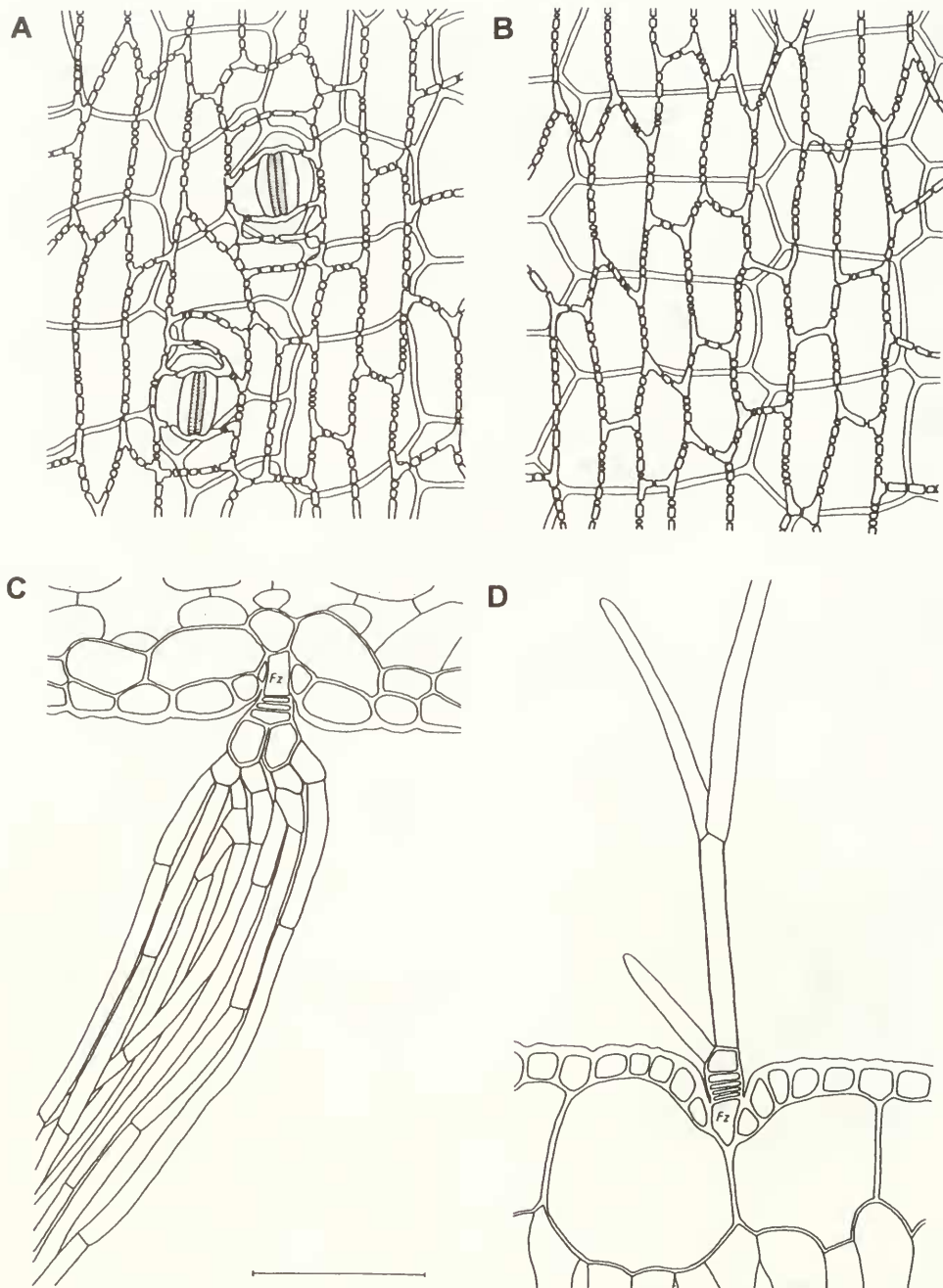


Abb. 5: *Hanguana bogneri*, Blattanatomie. A–B: Zellmuster von Epidermis und Hypodermis in Aufsicht. A: abaxial, mit tetracytischen Stomata (dem Spalt zugewandte Zellwand der Schließzellen punktiert). B: adaxial. C–D: Epidermis, quer, mit Haarbasis. C: abaxial, mit reich verzweigtem Büschelhaar. D: adaxial, mit kurzem, wenig verzweigtem Haar. Fz: Fußzelle. Interzellularen punktiert. Maßstabalken: A–D: 100 μ m.

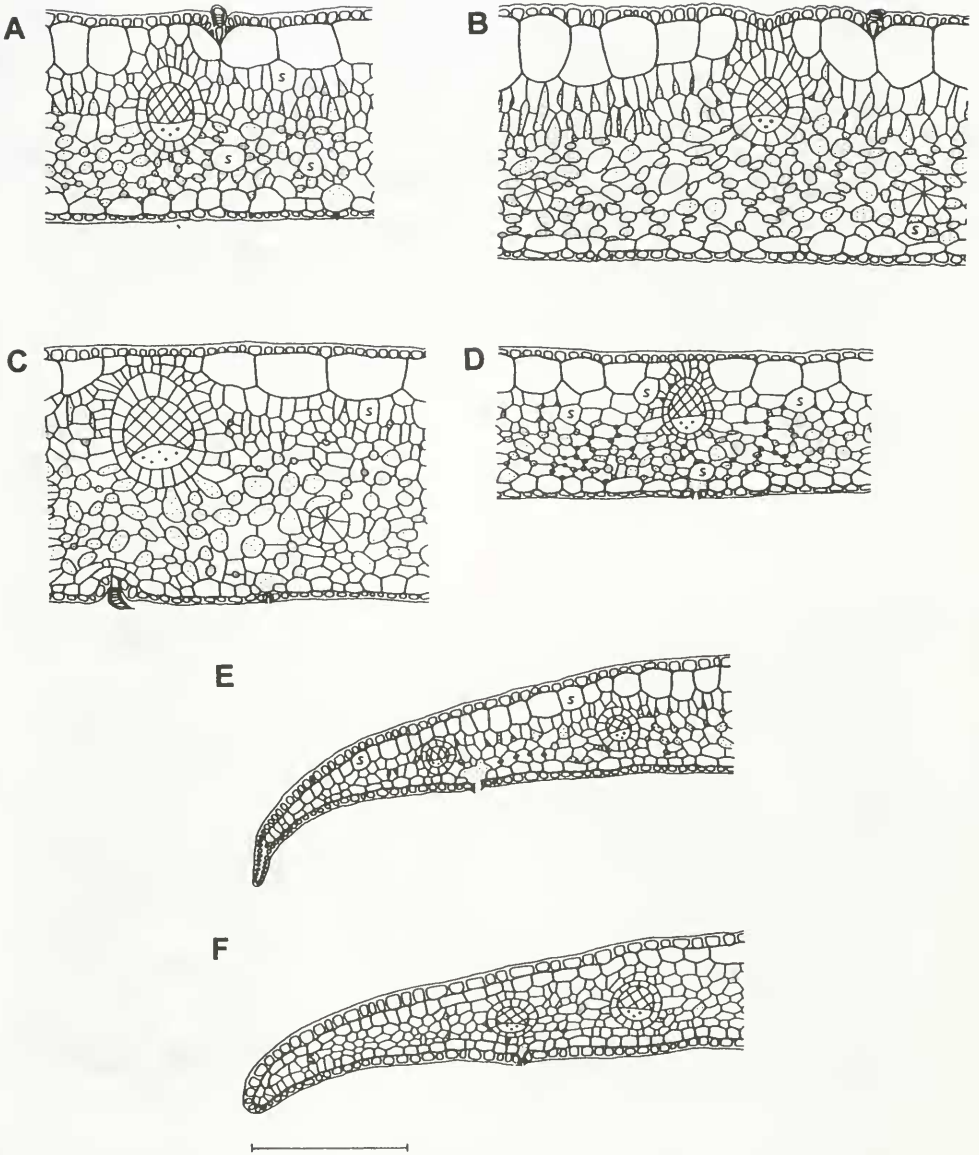


Abb. 6: *Hanguana*, Blattanatomie. A–D: Lamina, quer. A–B: deutliches Palisadenparenchym. A: *H. 'Borneo'*, mit nicht unterbrochener Hypodermis. B: *H. bogneri*. C–D: ohne deutliches Palisadenparenchym. C: *H. major*. D: *H. 'Singapur'*. E–F: Laminarand, quer. E: *H. 'Borneo'*, mit Hautsaum aus zwei aufeinanderliegenden Epidermen. F: *H. major*, das Mesophyll reicht bis zum Blattrand. Leitbündel schematisiert. Interzellularen punktiert. S: Sekretzelle. Maßstabbalken: A–F: 300 μm .

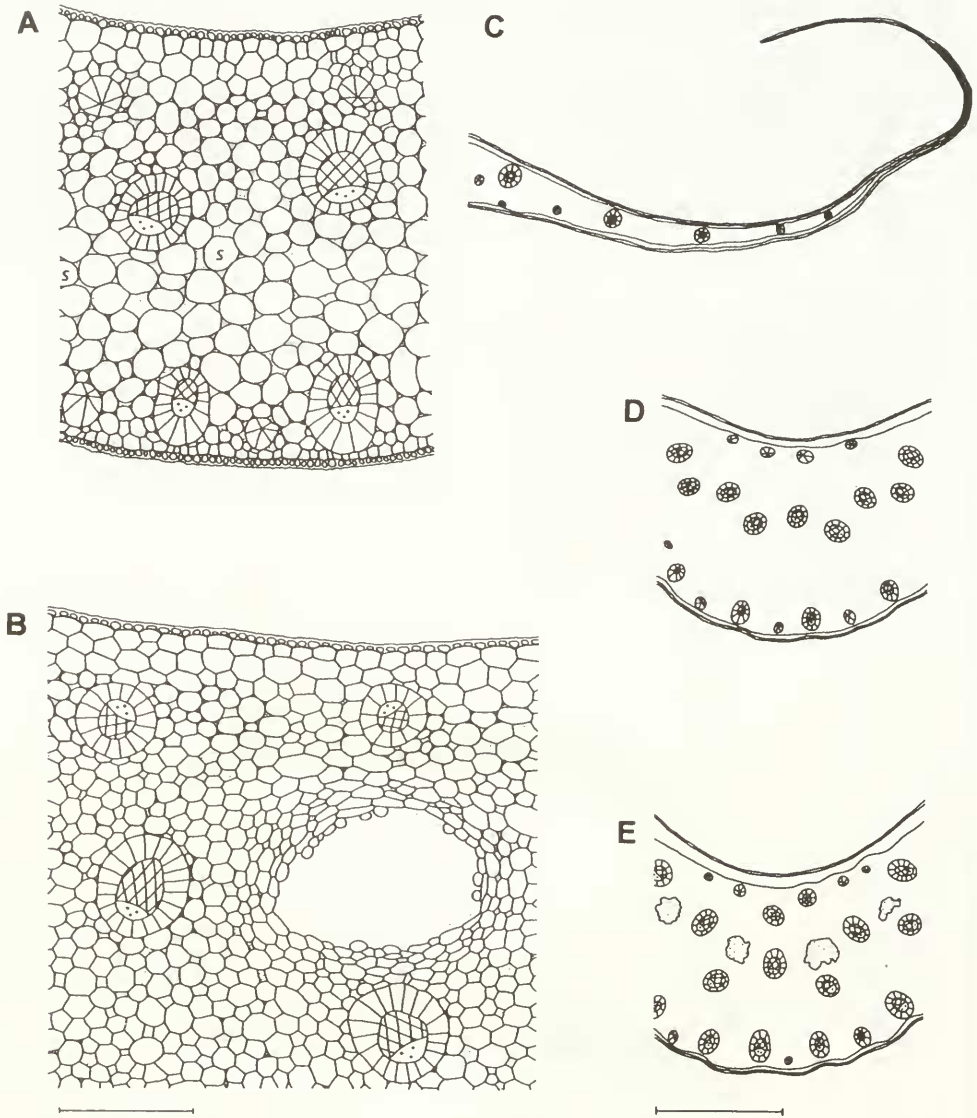


Abb. 7: *Hanguana*, Blattanatomie, Querschnitte. A–B: *H. bogneri*. A: Mittelrippe der Lamina mit inversen, stark reduzierten Leitbündeln im adaxialen Mesophyll. B: Mittelrippe der Blattscheide, adaxialer Ausschnitt mit inversen Leitbündeln und lysigenem Schleimkanal. C: *H. „Singapur“*, Blattscheidenrand. D–E: Mittelrippe des Blattstiels. D: *H. „Singapur“*, ohne Schleimkanäle. E: *H. bogneri*, mit Schleimkanälen. Leitbündel schematisiert. Interzellularen und Schleimkanäle punktiert. S: Sekretzelle. Maßstabballen: A–B: 300 µm, C–E: 100 µm.

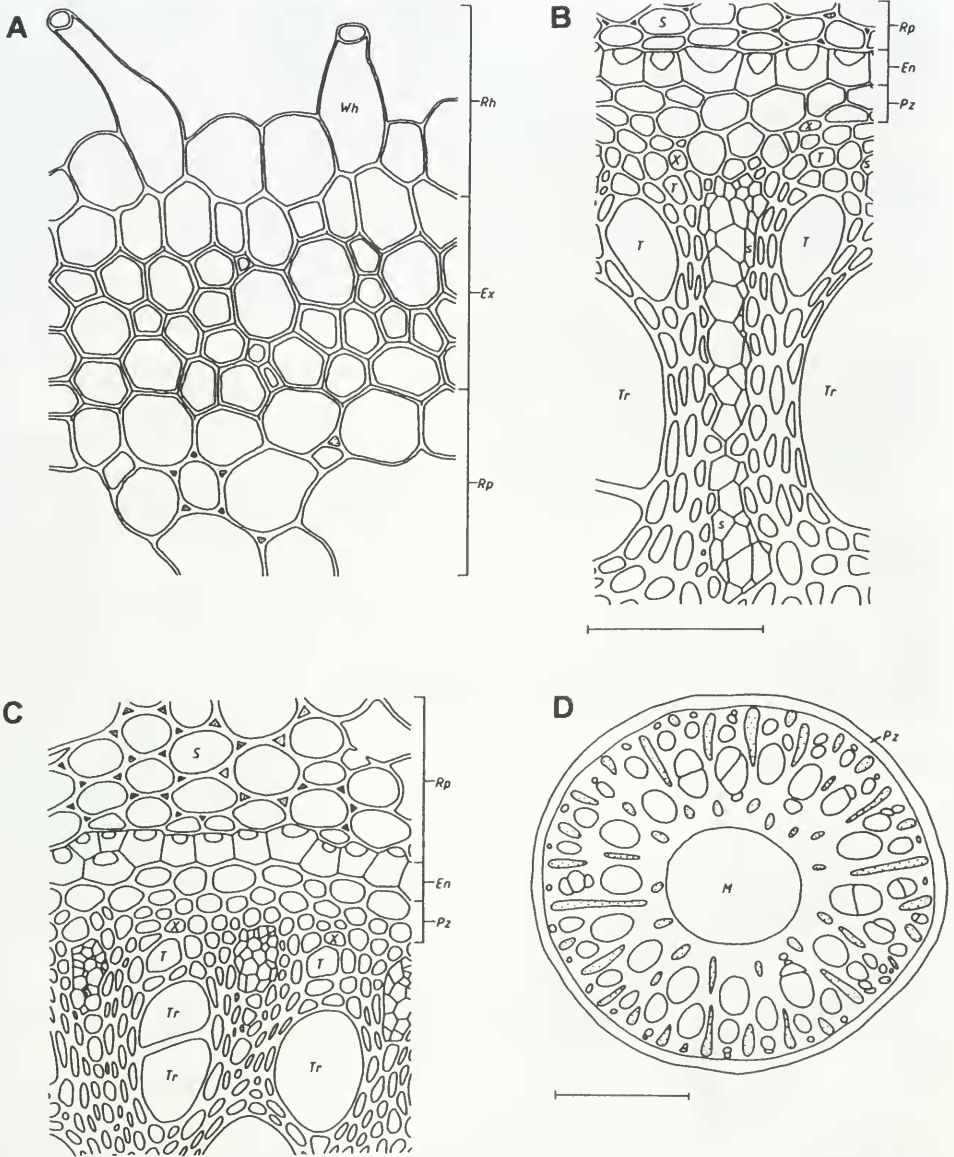


Abb. 8: *Hanguana*, Wurzelanatomie, Querschnitte. A: *H. „Borneo“*, Wurzelperipherie mit Rhizodermis und Exodermis, Rindenparenchym in Auflösung. B–C: innere Rinde und peripherer Zentralzylinder. B: *H. major* mit Phloemband zwischen Xylemstrahlen. C: *H. „Borneo“* mit Phloemnestern zwischen Xylempolen. D: *H. bogneri*, Zentralzylinder, schematisch, mit von Sklerenchym umgebenem Leitgewebe (Phloem punktiert) und kaum verholztem Markparenchym. En: Endodermis, Ex: Exodermis, M: Markparenchym, Pz: Perizykel, Rh: Rhizodermis, Rp: Rindenparenchym, S: Sekretzelle, T: Tracheide, Tr: Trachee, Wh: Wurzelhaar, X: Xylemprimane. Maßstabalken: A–C: 100 μm , D: 300 μm .

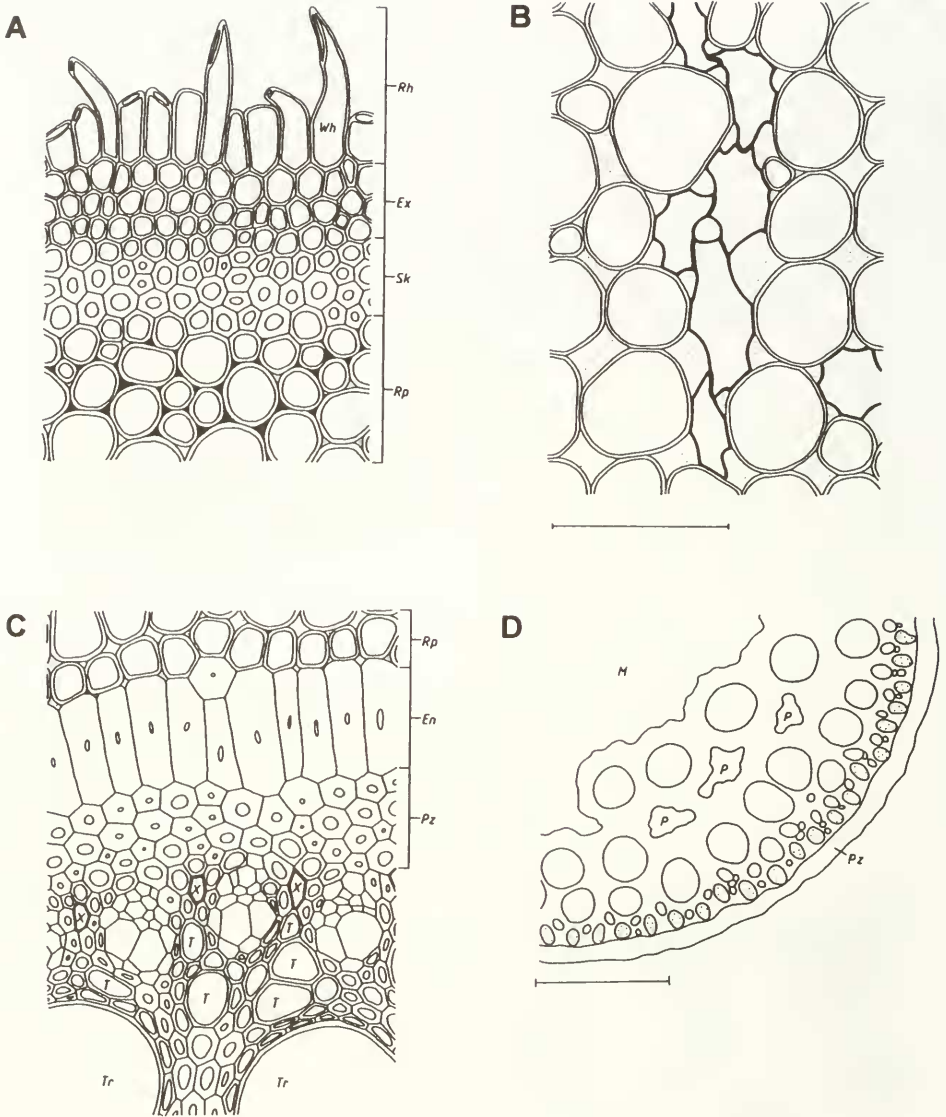


Abb. 9: *Flagellaria indica*, Wurzelanatomie, Querschnitte. A: Wurzelperipherie mit Rhizodermis, Exodermis, Sklerenchymring und Rindenparenchym, Interzellularen teilweise mit Sekret gefüllt (schwarz). B: Rindenparenchym mit beginnender radialer Lakunenbildung. C: innere Rinde und peripherer Zentralzylinder. D: Zentralzylinder, schematisch (Ausschnitt), Leitsystem von Sklerenchym umgeben (Phloem punktiert), mit einzelnen Parenchymnestern, Markgewebe unverholzt. En: Endodermis, Ex: Exodermis, M: Markparenchym, P: Parenchymnester, Pz: Perizykel, Rh: Rhizodermis, Rp: Rindenparenchym, Sk: Sklerenchymring, T: Tracheide, Tr: Trachee, Wh: Wurzelhaar X: Xylemprimate. Maßstabalken: A-C: 100 μ m, D: 300 μ m.

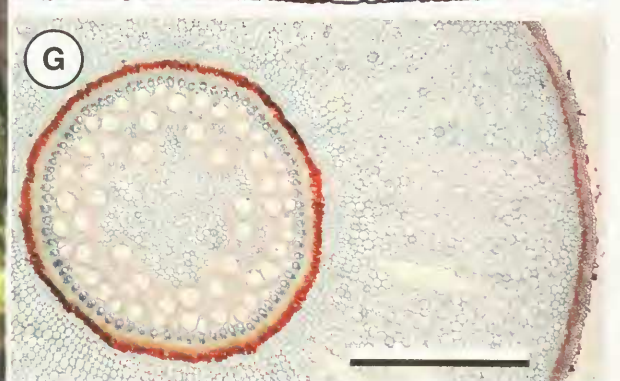
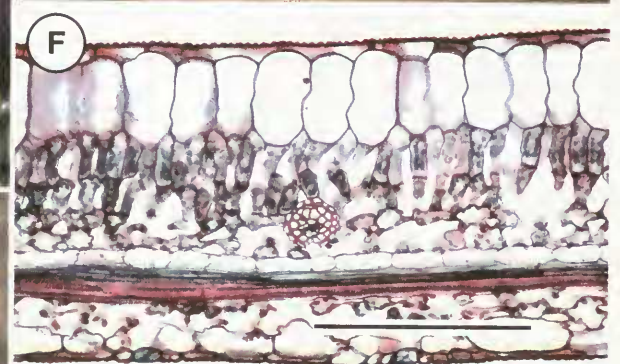


Abb. 10 (Farbtafel): *Hanguana* und *Flagellaria*. A–B: *H. bogneri* (männlich). A: blühende Pflanze. B: Blüte, zwei der drei großen Nektarien sind sichtbar. C–E: *H. major* (weiblich). C: ein Paracladium mit ähriger Floreszenz. D: Blüte. E: Samenanlage, die sich kuppelförmig über die massive Plazenta wölbt, die Pfeile weisen auf den Rand der Samenanlage, die Micropyle befindet sich in der durch den Stern markierten Erhebung. F: *H. bogneri*, Längsschnitt durch die Blattspreite mit großen adaxialen Hypodermiszellen, einem längs geschnittenen Leitbündel der abaxialen Serie und einem quergeschnittenen Transversalbündel. G: *Flagellaria indica*, Wurzel-Querschnitt. Maßstab Balken: A: 10 cm, B, E, G: 1 mm, C: 5 cm, D: 5 mm, F: 300 μm .